

ノリ糸状体の殻胞子形成と放出

に関する 2, 3 の観察

右 田 清 治

Some Observations on Formation and Liberation
of Conchospores in *Conchocelis* of *Porphyra*

Seiji MIGITA

In this paper the author studied the formation and liberation of conchospores in free-living *Conchocelis*, and observed the outlet opening of the conchosporangial branch in shell-living *Conchocelis*. The detailed observations were mainly carried out by using the same conchosporangial branches of the *Conchocelis* of *Porphyra tenera* and *P. yezoensis* which were cultured at 26 °C or above in summer and transferred to the low temperature of 18 °C for this experiment.

During a few days after the cooling treatment, the apical cell of conchosporangial branch was elongated vegetatively, and then other cells were divided by transverse septa and finally formed 2 or 4 conchospores respectively within 4~6 days. On the other hand, the innutritious conchosporangia, cultured without changing the medium for three months, did not form conchospores even when they were transferred to the low temperature. An enlarged abnormal spore liberated from the apical cell had less chloroplasts and it did not develop to further stages. In shell-living *Conchocelis*, the formation of the outlet opening of conchosporangial branch at the surface of shell was accelerated by the cooling treatment at 18 ° or 23 °C.

アマノリ類の殻胞子形成について、著者はさきに各胞子嚢細胞は放出直前に分裂して2個またはそれ以上の殻胞子をつくることを報じ¹⁾、またその際に減数分裂が行なわれるのであろうと考察した²⁾。しかし、胞子嚢細胞で胞子が形成され放出されるまでの詳細な過程は必ずしも明確にされていない。

また、貝殻穿孔糸状体では、殻胞子の放出に先立って、殻胞子嚢枝が貝殻の外部に開口する必要があるが、殻胞子の放出生態については多くの報告があるにもかかわらず、この開口の形態や生態についてはよく知られていない。

この研究では、殻胞子形成と放出、および殻胞子嚢枝の開口などの過程を、フリー糸状体や貝殻穿孔糸状体で連続的に追跡してみた。また、その際に2, 3の新しい事例も観察したので、それらの結果を報告する。

材料と方法

実験に用いたアマノリの種類はアサクサノリとスサビノリである。それらの果胞子より予めフリー糸状体をつくって培養を継続しておき、フリー糸状体はそのまま実験に供し、貝殻穿孔糸状体はフリー糸状体をミキサで細断しマテガイの薄い殻に穿孔生育させたものを使った。

フリー糸状体の殻胞子形成と放出の観察は、夏期26~28℃で培養しすでに殻胞子囊枝を形成した糸状体のコロニーを、1974年8月18日に培養海水に0.4%の寒天を加えて調製した小型シャーレの培地上に広げ、軽くカバーガラスをかけて、温度18℃照度約1,000 luxの白色蛍光灯下に移し、幾つかの殻胞子囊枝をマークして、胞子放出までの経過を朝夕2回連続的に検鏡した。なお、この実験では殻胞子囊細胞が培養途中で枯死するものが多いため、多数の殻胞子囊枝をマークして追跡する必要があった。

殻胞子囊の生育状態と殻胞子形成、放出との関係をみる実験は、同一培養のフリー糸状体を実験3ヶ月前に100 mgづつに分け、それらを50mlの培養液を入れた三角フラスコに移し、10日および1ヶ月毎に換水したものと3ヶ月間無換水にしたもので、栄養状態の良、可、不良の3段階の糸状体をつくった。それらの各10mgの糸状体コロニーを新しい培養液を入れた3×8 cmの管瓶に移し、1974年8月18日より温度18℃、照度1,000 lux下で毎日換水して、殻胞子囊細胞の分裂の有無を検鏡し、分裂細胞を持つ成熟胞子囊枝、未分裂細胞だけの未熟胞子囊枝および胞子放出後の空になった胞子囊枝を15~17時に計数し、それらの出現数を百分率で示した。また、同時に毎日の放出殻胞子数を底にしいたガラス板に沈澱させて調べた。

次に、貝殻穿孔糸状体の殻胞子囊枝の開口の観察は、1973年6月25日にフリー糸状体をミキサーで細断して、薄いマテガイの貝殻になるべくまばらにまきつけて穿孔糸状体をつくり、それを約300 luxの低照度で夏から9月上旬までは26℃以上で培養しておき、殻胞子囊枝が脱灰せずによく観察できる貝殻を選び、それらを9月12日から18℃明期12時間と23℃明期9時間、12時間および26℃明期12時間（いずれも照度約1,000 lux）の4条件下で毎日換水して実験した。約10日間の実験期間中毎日15~17時に未開口と開口した殻胞子囊枝の数を連続して調査した。

結 果

フリー糸状体の殻胞子形成と放出 糸状体の殻胞子形成と放出の詳細は、貝殻穿孔糸状体では脱灰しないともえないので、フリー糸状体を寒天培地上に広げ特定の殻胞子囊枝をマークして、自然条件下では胞子放出をしない8月に低温処理をして連続観察した。観察結果は幾つかの実験例のうち2例について説明する。

アザグサノリで行なったFig. 1, Aの例では、初め5細胞からなる殻胞子囊枝は、1日後には先端生長をして頂細胞がやや伸長し（Fig. 1, A1）、2日後には基部より4番目の胞子囊細胞が横の隔膜で2分され、先端部で新細胞がつくられた（Fig. 1, A2）。3日後には先端でさらに1細胞を生じ、4日後には基部より2、3番目の細胞がそれぞれ横と縦の膜で2分割され、先端にも新細胞が形成された（Fig. 1, A3, 4）。さらに5日後には先端の細胞壁がとけるようにして不定形の放出孔が開き頂細胞が放出され、基部より1番目および4番目の前に分裂した細胞の上部の1個と5番目の細胞が2分裂し、また多くの細胞が球状になってきた（Fig. 1, A5）。なお、放出された先端細胞からの胞子は色素体が少なく球状に膨大していた。6日後には4番目の前に分裂した下部の細胞と実験開始後新生された6番目の細胞が2分され、先端より内容の少ない異常胞子がさらに1個放出された（Fig. 1, A6）。このようにして、先端の後で新生した2細胞を除きすべての殻胞子囊細胞は2分し、4番目の細胞は4分割されて、当初5細胞の殻胞子囊枝から17個の殻胞子がつくられ、翌日は全部の胞子が放出された。

スサビノリで同時に行なったFig. 1, Bの例でも、殻胞子囊は初め頂端生長で伸長したが、この場合は光の方に側枝を伸ばした（Fig. 1, B1, 2）。3日後より各胞子囊は殻胞子をつくる成熟分裂を行なうようになり（Fig. 1, B3）、多くの細胞は2個に分れ、やや大きな細胞は4個に分れて殻胞子を形成した。この場合も、後で新生された先端部の色素体の少ない細胞は膨大した異常胞子となり早く放出された（Fig. 1, B4, 5）。5日後には初め7細胞の殻胞子囊枝から22個の殻胞子がつくられ、6日後にはその全部が放出された。

このように、胞子放出の適温下においた殻胞子囊枝は、初め先端部で栄養生長をして伸長を続けようとするが、すぐに殻胞子囊が成熟分裂をして殻胞子をつくる。前2例は観察し易いように細胞数の少ない殻胞子囊枝についての結果であるが、50細胞以上からなる分枝した殻胞子囊枝でも、先端で栄養伸長しない枝もみられるほかは、ほぼ同様の殻胞子形成の経過をとった。また、海水中のフリー糸状体でも、寒天培地上より早く殻胞

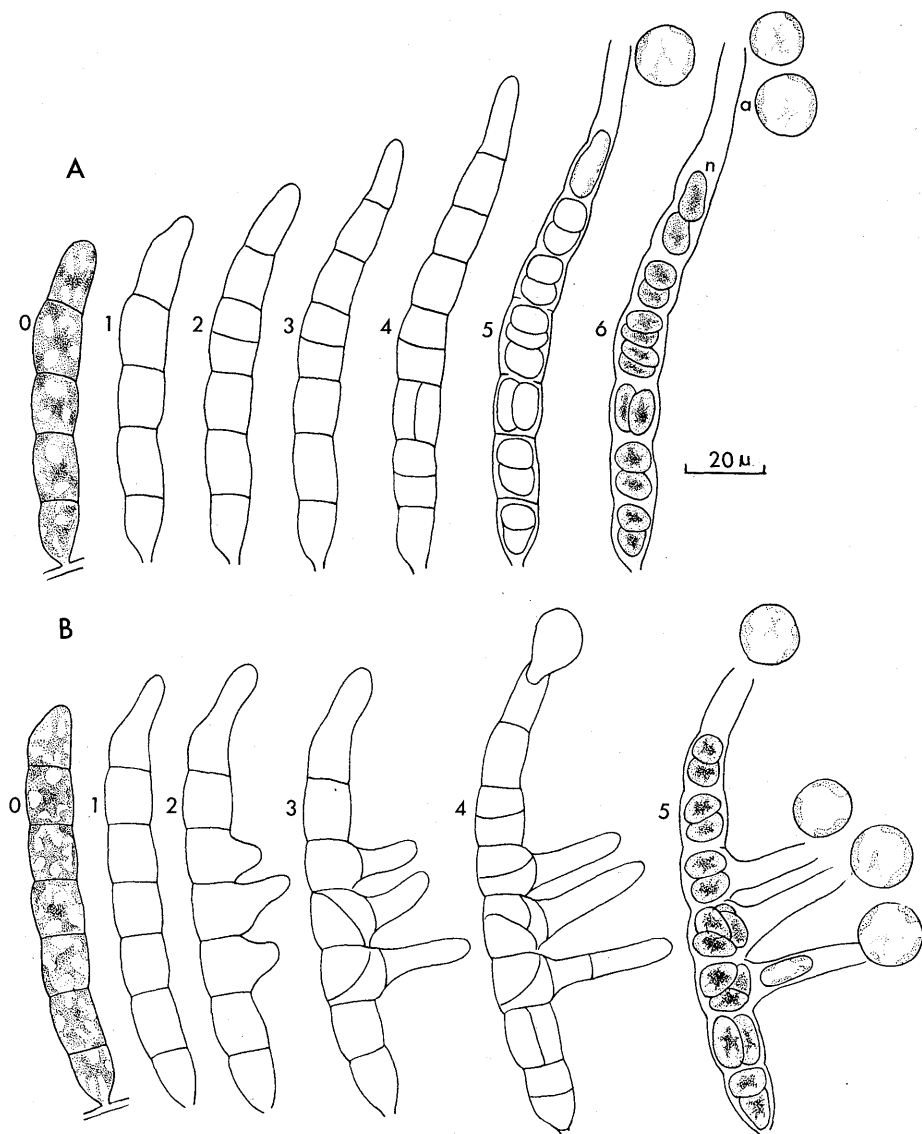


Fig. 1 Successive stages of formation of conchospores in free-living *Conchocelis* of *Porphyra tenera* (A) and *P. yezoensis* (B). Materials were placed on agar media and transferred from 26°C to 18°C. 0, starting stage of a conchosporangial branch; 1~6 daily development of the same conchosporangial branch during the period of the experiment; a, abnormal conchospore; n, normal conchospore.

子形成、放出を行なうほかは、特に変わった傾向はみられなかった。

先端の殻胞子嚢枝の細胞が内容の少ない異常胞子となることは前述したが、その形成の際に先端部の1細胞または2細胞が異常胞子となる場合があり、それらの胞子は径 $13\sim 24\mu$ で正常の殻胞子より大きい (Fig. 1, a, Fig. 2, B)。これらの異常胞子は、貝殻穿孔糸状体から放出される殻胞子のなかにもよく観察される。これらの胞子は、10日以上培養しても、基物に着生、発芽せず、その間に枯死するものと徐々に色素が濃くなるものがみられたが、後者の帰すうは究明できなかった。

前述の2例の結果のほか、多くの観察のなかには、先端部ではなく枝の中間の細胞壁に放出孔ができることがあり、また中間位置の殻胞子嚢の分裂で色素体がほとんどない径 $5\sim 7\mu$ の小胞子ができるのがまれにみられた (Fig. 2, C)。さらに、フリー糸状体では殻胞子が完全に放出されず元の胞子嚢内で発芽するのもしばしば観察された (Fig. 2, D)。なお、先端の細胞が胞子になってそれが糸状発芽をしたり (Fig. 2, E)、先端部や途中の細胞から普通の糸状体の枝が出るのもまれにみられた (Fig. 2, F)。

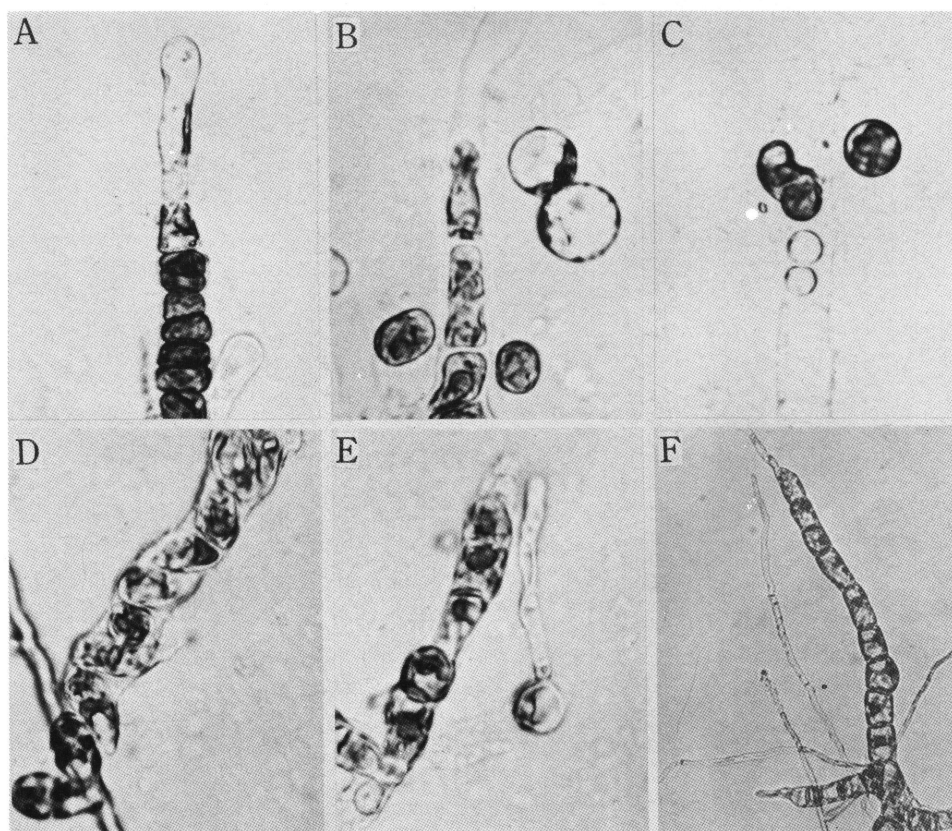


Fig. 2. Photomicrographs of conchosporangial branches and liberated conchospores in free-living *Conchocelis* of *P. tenera*.

A, apical portion of mature conchosporangial branch, showing apical cell having less chloroplasts; B, normal conchospores and enlarged abnormal spores liberated from apical cell; C, two abnormal small spores divided from conchosporangium; D, germinated conchospores in conchosporangia; E, filamentous germination of a spore from apical cell; F, filaments developed from apical conchosporangia; A-E, $\times 600$; F, $\times 300$.

殻胞子囊の生育状態と殻胞子形成 前実験での観察結果のように、殻胞子囊細胞はその内容がそのまま1つの殻胞子となるのではなく、分裂して2個またはそれ以上の殻胞子をつくるので、その分裂を殻胞子形成とみなすことができる。すなわち、未分裂の未熟な殻胞子囊は、分裂して成熟し引続いて胞子を放出することになる。しかし、いろんな条件下で培養された殻胞子囊枝のうちには、胞子放出の適温下においても、殻胞子を形成しない場合もあるので、予め換水期間を変えて栄養状態を良、可、不良の3段階にしたアサクサノリのフリー糸状体を用いて、夏期に低温処理し、未熟、成熟殻胞子囊枝および胞子放出後の殻胞子囊枝の出現率を調べてみた。

その結果は、Fig. 3, 4に示すように、10日おきに換水してきた糸状体では、殻胞子囊の色素体は色が濃く細胞内容も充実していたが、殻胞子形成は早く始まり、放出胞子数も多かった (Fig. 3A)。すなわち、分裂細胞を持つ成熟殻胞子囊枝の出現率は、2日後に37%、3日後に68%と増加し、5日後にはほとんどの殻胞子囊枝が成熟した。また、殻胞子放出も2日後より始まり、4日後には大量放出がみられ (Fig. 4)、空になった殻胞子囊枝の比率も急に高い値を示している。1ヶ月毎に換水した糸状体では、実験期間を通じ成熟殻胞子囊枝の出現率は前実験より小さくなっており、また殻胞子放出もやや遅れ、放出数も減少している (Fig. 3B)。さらに、実験前3ヶ月間換水しなかった糸状体では、殻胞子囊の色は黄緑色に退色し多数の液胞が網目状にみられ、一見して生育不良の状態であったが、成熟殻胞子囊枝の出現率、殻胞子放出ともに最も低い値であった (Fig. 3C)。なお、これらの実験で、空になった放出殻胞子囊枝の比率が5日以後とくに増えていないのは、フリー糸状体では放出されずに胞子囊内に残る殻胞子が多いためとみられた。

貝殻穿孔糸状体の殻胞子囊枝の開閉 貝殻穿孔糸状体では胞子放出に先立ち、殻胞子囊枝が貝殻表面に開口する必要があるため、その開口の様子を観察し、合せて開口と胞子放

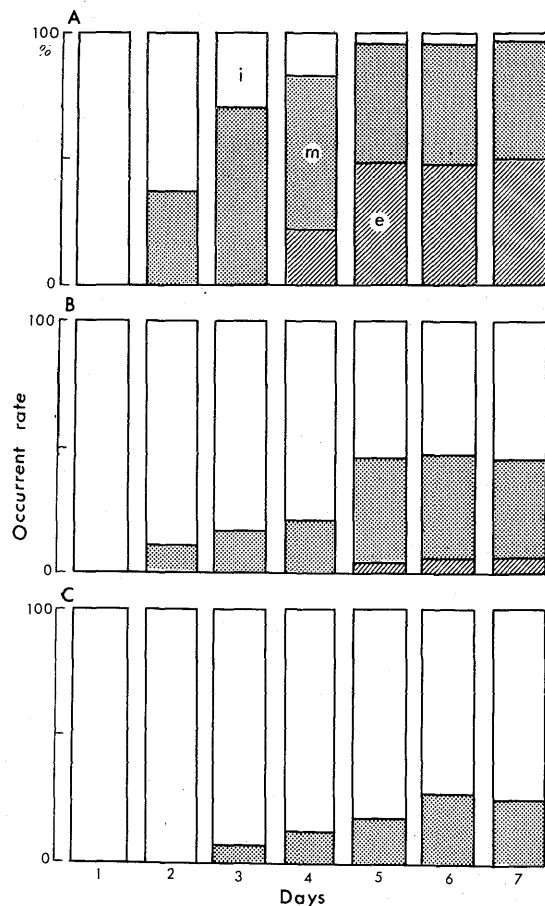


Fig. 3. Daily changes in rate of occurrence of immature and mature conchosporangial branches in free-living *Conchocelis* of *P. tenera* at the low temperature of 18°C, using materials previously cultured under three nutritive conditions. The experiments were started on Aug. 18, 1974, and carried out under ca. 1,000 lux of fluorescent light.

A, conchosporangial branches of good nutriture cultured for three months by changing the medium every 10 days; B, conchosporangial branches of medium nutriture cultured by changing the medium monthly; C, conchosporangial branches of poor nutriture cultured without changing the medium; open area (i), immature conchosporangial branches having undivided conchosporangia; stippled area (m), mature conchosporangial branches having divided conchosporangia; hatched area (e), empty conchosporangial branches after liberation of spores.

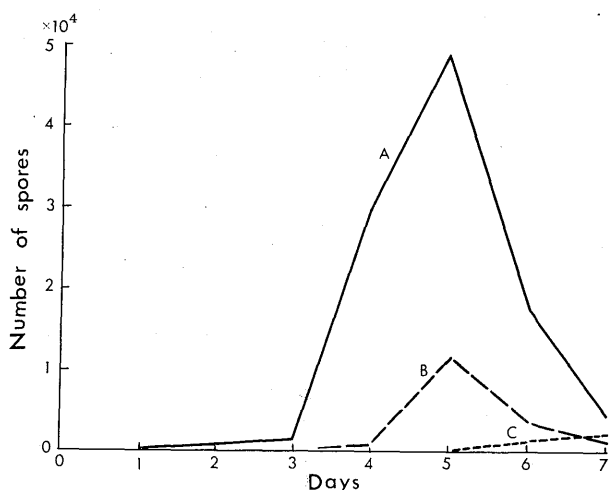


Fig. 4 Liberation of conchospores at the low temperature of 18°C from the same free-living *Conchocelis* of *P. tenera* as shown in Fig. 3. Figure shows the total number liberated from 10 mg of *Conchocelis*.

多数の殻孢子囊枝について未開口と開口の比率、さらに開口したものでは孢子放出後空になった割合を連続調査した。その結果は Table 1 に示すように、18°C 明期 12 時間では開口殻孢子囊枝の出現率が 3 日後から急が増え、5 日後には全殻孢子囊枝の 96% に達し、それらの開口殻孢子囊枝はその後一兩日のうちに殻孢子を放出して空になった。23°C 明期 12 時間では、殻孢子囊枝の開口や孢子放出はやや遅れ、それらの殻孢子囊枝の比率も前者より低い値を示した。また、23°C 明期 9 時間の短日条件下でも、約 8 日間の短期の実験では開口、放出ともに 23°C 明期 12 時間と比べて明確な差は認められなかった。しかし、26°C 明期 12 時間では、開口した殻孢子囊枝は全然みられず、もちろん殻孢子の放出も行なわれなかった。

考 察

アマノリ糸状体の殻孢子形成について、先に右田・安部¹⁾は殻孢子囊細胞の内容物が 2 またはそれ以上に分れて殻孢子を形成するが、多くの殻孢子囊のうちには未分裂のまま殻孢子となる場合もあることを報告した。ただ、この殻孢子囊の分裂では、多くは横の隔壁で分れるため分裂後も 1 列の細胞列となるので、分裂、未分裂の正しい判断がやや困難である。また、海水中での観察では、とくに放出直前の分裂の経過や放出孢子の計数が容易でない。そこで、この研究では殻孢子形成の様子を寒天培地上に広げたフリー糸状体にカバーガラスをかけて連続観察したが、その結果でも殻孢子囊は孢子放出前に細胞内容が 2、4 個に分裂して殻孢子をつくることを再確認した。その際、糸状体の多くの殻孢子囊細胞は 2 個に分裂し、細胞が大きいものでは 4 個に分裂した。この分裂回数に関し、木下・寺本³⁾はアサクサノリで高照度で分裂回数が多いと述べているが、この実験では照度や温度などの外因条件との関連は認められず、むしろ分裂前の大きさや内容の充実度などと関係があるように観察された。

この孢子放出直前の殻孢子囊での分裂を、著者は先に減数分裂とみなしたが²⁾、形態的にも先端からの未分裂の異常孢子が芽に発育しないこと、また殻孢子囊細胞がしばしば糸状体の普通の枝に変化することなどからも、未分裂の未熟殻孢子囊は 2n であり、殻孢子囊での分裂で n に減数されると考えるのは妥当であると思う。ただ、まれには殻孢子囊内での減数分裂の機会を失し未分裂のまま放出されることもあり得るので、それらの孢子は

出の関係を調べてみた。

まず、一般的な開口の様子は、9 月上旬まで 26°C 以上の温度で培養したマテガイ貝殻に穿孔したアサクサノリの糸状体で、同一殻孢子囊枝をマークし 9 月 12 日から 18°C の低温に移したところ、殻孢子囊枝は 1、2 日後までは貝殻内層で先端生長するが (Fig. 5 A, B), そのうちの貝殻表面直下の枝は急に表面に向って伸び、3 日後には幾つかの頂端細胞は貝殻表面上に開口した (Fig. 5 C)。4 日後にはそれらの殻孢子囊枝細胞の約半分が孢子を放出し空になり、5 日後には残り全部が放出を終了した (Fig. 5 D)。

次に、前実験と同一培養のマテガイ貝殻穿孔糸状体を用いて、9 月 12 日より白色蛍光灯の照度約 1,000 lux で 18°C 明期 12 時間、23°C 明期 9 時間と 12 時間、および 26°C 明期 12 時間の 4 条件下で、

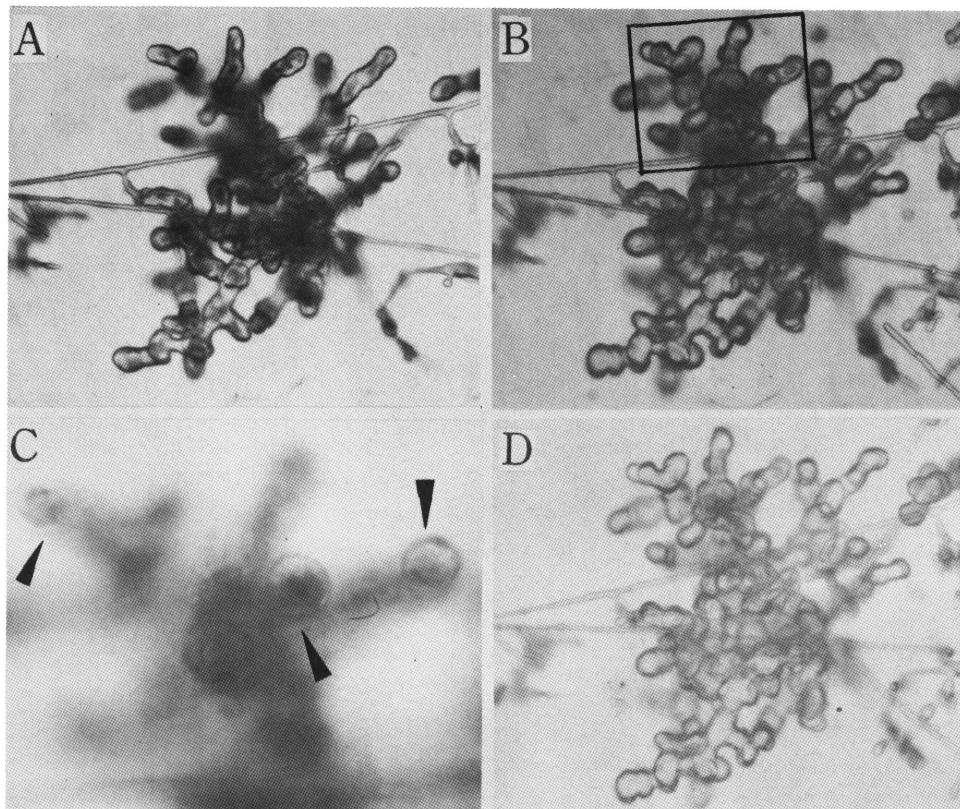


Fig. 5. Photomicrographs of successive stages in formation of outlet opening of the conchosporangial branch at surface of the shell in which the *Conchocelis* of *P. tenera* inhabits. The material was transferred from 26°C or above to 18°C for this observation.

A, conchosporangial branch before cooling; B, after 2 days cooling; C, formation of outlet openings (black obelisk) after 3 days cooling, showing the area marked in B; D, empty conchosporangial branch after 5 days; A, B, D, $\times 180$; C, $\times 550$.

発芽時に染色体数が減数されることも全く否定はできない。

この実験での殻胞子形成の連続観察は、少数細胞よりなる若い殻胞子嚢枝で行なったが、低温処理後しばらくは先端生長をして体細胞分裂で新細胞をつくるものの、その細胞内容は貧弱で成熟分裂をすることなくそのまま放出され異常胞子となる。それらの胞子は、着生能力がなく枯死するのが多いが、殻胞子嚢細胞が糸状体の普通の枝を出すことから、葉体には発育できないものと考えられる。これらの異常胞子は、貝殻穿孔糸状体でもみられ、特に放出初期に多いので、殻胞子嚢枝の先端部より放出されるものと推測される。また、先端部以外の殻胞子嚢より色素体のほとんどない小胞子がつくられ、その形成過程は観察できなかったが、殻胞子形成時の不均等分裂による異常胞子でこれも発芽能力はもたないものと思われる。これらの異常胞子のほかに、IWASAKI ら⁴⁾は長日条件下で培養した殻胞子嚢では、再び糸状体に発育する胞子を報じているが、この実験でもきわめてまれに糸状体発芽をする胞子らしきものがみられたものの、これは正常な胞子ではなく、フリー糸状体でよくみられる殻胞子嚢細胞が枝を出す現象の1例とみなすのが当を得ているように思う。

殻胞子形成にあたり、フリー糸状体では大部分の殻胞子嚢がほぼ同時に成熟するが、2, 3細胞の若い殻胞子嚢枝や細胞内容が貧弱なものでは、殻胞子形成が遅れたり、形成しない場合がある。この実験では、フリー

Table 1. Daily changes in rate of occurrence of conchosporangial branches having outlet openings at surface of the shells, in which *Conchocelis* of *P. tenera* inhabit, under four experimental conditions.

Exp. cond.	Days of exp. Outlet opening	1	2	3	4	5	6	7	8
18°C 12 hrs daily light	None	100%	100	78	39	4	1	1	1
	Occur	0	0	22	61	96	99	99	99
	(Empty)*	(0	0	2	32	68	94	97	98)
23°C, 12 hrs daily light	None	100	100	91	84	79	55	51	44
	Occur	0	0	9	16	21	45	49	56
	(Empty)	(0	0	0	3	8	29	32	34)
23°C, 9 hrs daily light	None	100	100	95	88	74	53	49	47
	Occur	0	0	5	12	26	47	51	53
	(Empty)	(0	0	0	2	9	31	35	35)
26°C, 12 hrs daily light	None	100	100	100	100	100	100	100	100
	Occur	0	0	0	0	0	0	0	0
	(Empty)	(0	0	0	0	0	0	0	0)

The materials were cultured at 26°C or above before the experiments. The experiments were started on Oct. 12, 1973.

* Rate of empty conchosporangial branches after liberation of spores.

糸状体の換水期間を変えて殻胞子囊の栄養状態が相違する材料を予めつくり、それらの殻胞子形成や放出を調べたが、生育状態の良いもの程早く多くの殻胞子を形成した。このような傾向は、光や水温など他の生育条件の良、不良でもみられるのではないかと考えられる。

貝殻穿孔糸状体の殻胞子囊枝の開口については、個々の殻胞子囊枝が見易いように遅い時期にまばらに穿孔生育させたマテガイ貝殻の糸状体について観察したが、殻胞子囊枝の開口は夏の高温期にはほとんどみられず、低温に移した後で急に開口するようであった。このことから、殻胞子放出に適する低温が開口も促進する条件であると考えられる。この実験で、殻胞子囊枝の開口と殻胞子放出とは引続いておこり、したがって両者間には深い相関々係があるものと思う。しかし、胞子放出の適温下でも古海水で培養すると、開口した殻胞子囊枝が胞子をつくらず、貝殻外に伸長しPlantlet^{5)~7)}状になることがあり、外囲条件によっては開口が直ちに殻胞子形成、放出をともなわない場合もありうる。これと関連がある現象として、安部⁸⁾は培養海水の老化と殻胞子放出の関係を調べ、古海水での放出数が著しく少ないことを報じている。しかし、ウップルイノリ・オニ

アマノリ・マルバアマノリなどのイワノリでは、殻孢子放出の適期よりかなり早期に、貝殻上に Plantlet としてすでに開口した殻孢子囊枝が出現することがあるようで、それらの種類での殻孢子囊枝の開口と水温との関係はなお今後の検討が必要である。

要 約

アサクサノリ・スサビノリのフリー糸状体やマテガイの貝殻穿孔糸状体を用いて、夏期に低温処理し、殻孢子形成と放出の過程を連続的に観察し、次のような結果を得た。

1. フリー糸状体の殻孢子囊枝は初め先端部で体細胞分裂をするが、すぐに各孢子囊は2個または4個に分れて殻孢子となった。
2. 先端部の後で新生された細胞は、色素体の少ない異常孢子となり、それは基質に着生せず、芽になる発芽も示さなかった。
3. 細胞内容が少ないものや色が退色した生育状態のよくない殻孢子囊では、孢子形成や放出は不良であった。
4. 貝殻穿孔糸状体の殻孢子囊枝の開口は低温で促進され、開口に引続いて殻孢子が放出された。

文 献

- 1) 右田清治・安部 昇：アマノリ糸状体の殻孢子形成について。本誌, 20, 1—13 (1966)
- 2) MIGITA, S. : Cytological studies on *Porphyra yezoensis* UEDA. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, 24, 55—64 (1967)
- 3) 木下祝郎・寺本賢一郎：海苔。大日本図書、東京 (1974)
- 4) IWASAKI, H., and MATSUDAIRA, C. : Observation on the ecology and reproduction of free-living *Conchocelis* of *Porphyra tenera*. *Biol. Bull.*, 124, 268—276 (1963)
- 5) DREW, K. M. : Studies in the Bangioidae III. The life-history of *Porphyra umbilicalis* (L.) KÜTZ. var. *laciniata* (LIGHTF.) J. Ag. *Ann. Bot. N. S.*, 18, 183—211 (1954)
- 6) DREW, K. M. : Reproduction in the Bangiophycidae. *Bot. Rev.*, 22, 553—611 (1956)
- 7) 右田清治：アマノリ糸状体の“Plantlet”について。本誌, 11, 128—136 (1961)
- 8) 安部 昇：ノリ人工採苗の技術。福岡有明水試 (1972)